©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ein Vertreter von *Moropus* aus dem europäischen Aquitanien und eine Zusammenfassung der europäischen postoligozänen Schizotheriinae (Mammalia, Perissodactyla, Chalicotheriidae)*

Von MARGERY CHALIFOUX COOMBS[1]

Mit 2 Abbildungen, 3 Tafeln und 1 Tabelle

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 13. Dezember 1973 durch das wirkl. Mitglied H. ZAPFE)

Abstract

Moropus specimens from Aquitanian deposits of St.-Gérand-le-Puy (Allier, France) suggest that this genus had an early Miocene Holarctic distribution. *Phyllotillon naricus*, a Burdigalian species from the Bugti Hills of Pakistan resembles representatives of North American *Moropus* and lacks almost all the specializations of *Ancylotherium; Phyllotillon* may be a subgenus of *Moropus*, and early Vindobonian European schizotheriine occurrences may

[1] Department of Zoology, University of Massachusetts, Amherst, Massachusetts 01002, U.S.A.

* Anmerkung des Übersetzers: Das Jungtertiär von Österreich und des Wiener Beckens enthält zahlreiche Fundorte fossiler Chalicotheriiden. Besonders der tschechoslowakische Anteil des Wiener Beckens ist hier durch das außergewöhnlich häufige Vorkommen von *Chalicotherium* in der mittelmiozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March = Děvínská Nová Ves (ČSSR) hervorzuheben. Die bedeutsamen Einzelfunde schizotheriiner Chalicotheriiden im österreichischen Jungtertiär waren aber bisher mit der Problematik ihrer systematischen Stellung behaftet. Die von der Autorin gegebene Übersicht der jungtertiären Schizotheriinen Eurasiens ist nicht nur als weltweite Zusammenfassung bemerkenswert, sondern ist auch durch eine besonders genaue Kenntnis mitteleuropäischer und damit auch österreichischer Materialien und eine erstaunliche Einsicht in die lokale Literatur ausgezeichnet. Die hier veröffentlichte deutsche Übersetzung dieser Arbeit bedeutet gleichzeitig einen wertvollen Beitrag zur Kenntnis der fossilen Säugetierfauna Österreichs und wird für weitere Bearbeitungen von Chalicotheriiden aus dem hiesigen Jungtertiär eine sehr nützliche Ausgangsbasis bieten.
H. ZAPFE

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

be referable to *Phyllotillon* and/or *Moropus*. The Sarmatian material referred to *Metaschizotherium* by VON KOENIGSWALD (1932) shows some of the advanced features of later *Ancylotherium pentelicum* and is best considered a subgenus of *Ancylotherium*. *A.* (*M.*) *bavaricum* should be synonymized with *A.* (*M.*) *fraasi*. The exact relationship between Sarmatian *A.* (*Metaschizotherium*) and Turolian and later *A.* (*Ancylotherium*) is unclear, but rare Vallesian occurrences of *Ancylotherium* indet. are known. After the early Miocene (Aquitanian or Burdigalian), schizotheriine interchange between Old and New Worlds apparently did not occur. *Moropus* is a comparatively unspecialized relative of savanna-dwelling, Old World *Ancylotherium*.

Résumé

Des échantillons du genre *Moropus*, un schizotheriiné chalicotheriidé, des dépôts aquitaniens de St.-Gérand-le-Puy (Allier, France) suggèrent que ce genre a eu une distribution holarctique pendant la première partie du Miocène. *Phyllotillon naricus*, une espèce burdigalienne du Bugti, Pakistan, ressemble aux représentants de *Moropus* de l'Amérique du Nord et manque presque tous les spécialisations d'*Ancylotherium; Phyllotillon* serait peut-être un sous-genre de *Moropus*, et les découvertes de schizotheriinés européens de la première partie du Vindobonien (Helvétien) appartiennent peut-être au genre *Phyllotillon* ou à *Moropus*. Les matériaux sarmatiens (tortoniens), que VON KOENIGSWALD (1932) a attaché au genre *Metaschizotherium*, montrent quelque traits avancés d'*Ancylotherium;* ici *Metaschizotherium* est considéré comme un sous-genre d'*Ancylotherium*. *A.* (*M.*) *bavaricum* est un synonyme plus récent d'*A.* (*M.*) *fraasi*. L'affinité exacte entre *A.* (*Metaschizotherium*) du Sarmatien et *A.* (*Ancylotherium*) du Turolien et du Pleistocène n'est pas claire, mais quelques rares découvertes d'*Ancylotherium* indet. du Vallesien sont connues. Après la première partie du Miocène (l'Aquitanien ou le Burdigalien), les migrations des chalicotheriidés entre l'Amérique et l'Eurasie n'ont évidemment pas eu lieu. *Moropus* est un cousin relativement non-spécialisé de l'habitant des savanes, *Ancylotherium*.

Резюме

Экземпляры рода *Moropus* из положений Аквитаиских (Aquitanian) из Сан-Жеранд-ле-Пуй (Аллией, Франция) указывают, что у этого рода было распостранеиие иа всех северных материках во

время раннего Миоцена. *Phyllotillon naricus*, вид Бурдигалнинский (Burdigalian) из Бугти, Пакистана, похожим на представителей американского *Moropus* и недоставает большинство специальных приспобленнй рода *Ancylotherium*; *Phyllotillon* может-быть подродом рода *Moropus*. Некоторые находкн европейских Schizotheriinae раннего Виндобона (Vindobonian) — вероятно относятся к роду *Phyllotillon* илн к *Moropus* (может-быть к обенм) Сарматские материалы, про которые Кёнигсвальд (1932) основил род *Metaschizotherium*, показывают иекоторые из выдвинутых характеров рода *Ancylotherium*, ио этому логическое заключеиие, что *Metaschizotherium* подродом рода *Ancylotherium*. *A.* (*M.*) *bavaricum* синонимом раньщего описанного вида *A.* (*M.*) *fraasi*. Точное сходство между Сарматским *A.* (*Metaschizotherium*) и Турольным (Turolian) и позже *A.* (*Ancylotherium*) не ясным, но редкие случаи иеопределённых Валезных (Vallesian) *Ancylotherium* теперь знанными. Очевндно, иосле раннего Миоцена (Aquitanian или Burdigalian) переселеиня Schizotheriinae между Америкой и Евразней не случалнсь. *Moropus* сравнительно несиециалированным родственнннком жительника саваина, рода *Ancylotherium*.

In einer neuen Studie über nordamerikanische Chalicotheriiden, welche eine Anzahl vorläufig unbeschriebener Belege umfaßt (Coombs, Ms.), wurde darauf hingewiesen, daß *Moropus* die einzige Chalicotheriiden-Gattung ist, die jemals in Nordamerika existierte. *Moropus matthewi* und *Moropus merriami*, von Matthew (1929, p. 519) als fraglich zu *Meniscotherium* (=*Chalicotherium*) gestellt, sind offenbar nächst verwandt mit dem früheren *Moropus elatus* der Agate Spring Quarries von Nebraska, USA. *Chalicotherium* ist niemals in der Neuen Welt aufgetaucht. Eine weitere Untersuchung der Schizotheriinen Eurasiens zeigt, daß *Moropus* mindestens während des frühen Miozäns (Aquitanien von Eurasien, Arikareean von Nordamerika) eine weltweite holarktische Verbreitung hatte. Später (Hemingfordian und Barstovian) zeigen die nordamerikanischen Belege von *Moropus* Merkmale, die von den gleichalterigen eurasiatischen Schizotheriinen abweichen und den Schluß nahelegen, daß der Austausch der Chalicotheriiden zwischen der Alten und der Neuen Welt nur von kurzer Dauer war.

Moropus sp. von St. Gérand-le-Puy (Allier, Frankreich)

Filhol (1879, p. 206) bezog auf *Chalicotherium modicum*, später in die Synonymie von *Schizotherium priscum* gestellt, eine juvenile Mandibel mit dp_2—dp_4 aus St. Gérand-le-Puy (Allier, Frankreich). Butler (1965, pp. 171, 224) erkannte, daß dieses

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

aquitanische Stück einen fortgeschritteneren Schizotheriinen repräsentiert als *Schizotherium* und stellt es zu *Phyllotillon*, obwohl von *P. naricus*, vielleicht der einzigen Spezies dieser Gattung, überhaupt keine unteren Milchzähne bekannt sind. Unter dem Material von St. Gérand-le-Puy im Pariser Museum fand ich ein zweites Belegstück, ein Metatarsale IV Trotz der geringeren Größe zeigt dieses Stück (Taf. II) weitgehende Ähnlichkeit mit demselben Element des nordamerikanischen *Moropus elatus*. Innerhalb der Gattung *Moropus* ist eine ausgeprägte Ähnlichkeit bei Metatarsalia und anderen Elementen von Hand und Fuß oft ein besseres Kriterium für verwandtschaftliche Beziehungen als Ähnlichkeiten im Gebiß. Das schizotheriine Gebiß verhält sich nämlich in der Evolution konservativer als die Extremitäten. Auf Grund dieser Ähnlichkeiten wird der Schizotheriine von St. Gérand zu *Moropus* sp. gestellt. *Moropus* ist mithin belegt durch die juvenile Mandibel, das Mt. IV und mindestens eine der beiden proximalen Phalangen, die VIRET als *Macrotherium wetzleri* von Montaigu-le-Blin beschrieben hat (VIRET, 1929, p. 267, pl. 27, figs. 8, 9). Die geringe Größe ist kein Hindernis für diese Bestimmung, da auch kleine Vertreter des nordamerikanischen *Moropus* bekannt sind (z. B. *M. distans*). Das Vorkommen von *Moropus* in St. Gérand steht in Übereinstimmung mit der ungefähren Gleichalterigkeit dieser Fauna mit einer der nordamerikanischen Harrison Formation, der die Agate Quarries angehören. Diese Beziehung wird auch durch andere Umstände gestützt (vgl. z. B. die Befunde über Amphicyoniden bei HUNT, 1972, p. 33). Eine kurze Charakteristik und Diskussion des Schizotheriinen von St. Gérand soll hier folgen.

Die Maße der Milchzahnreihe sind: dp_2—dp_4=54,2 mm, dp_2=14,0 mm, dp_3 (beschädigt) und dp_4=20,5 mm. Die Länge der Zahnreihe ist kleiner als bei allen nordamerikanischen Stücken mit einer Ausnahme (F: AM 54894, eine unbestimmte *Moropus*-Art aus dem Barstovian von Nevada: dp_2 [Alveole]—dp_4=53,6 mm, dp_3=19,8 mm, dp_4=24,1 mm). Innerhalb der Zahnreihe von St. Gérand bestehen Proportions-Unterschiede gegenüber nordamerikanischen Belegen (vgl. Taf. I): dp_2 ist verhältnismäßig länger, dp_3 hat schätzungsweise dieselbe Länge und dp_4 ist kürzer. In der Morphologie stehen die Zähne von St. Gérand jenen des nordamerikanischen *Moropus* sehr nahe. Dem dp_4 fehlt das Hypoconulid (bei *Schizotherium* vorhanden), und beide Zähne haben Metaconid und Metastylid getrennt und von fast gleicher Höhe. Der relativ lange dp_2 hingegen hat im Vergleich zu anderen *Moropus*-Belegen ein ungewöhnlich scharf abgesetztes Paraconid und ist

in der Breitendimension besonders schmal. Bemerkenswert an dieser Mandibel ist die sehr gute Erhaltung des vorderen Teiles mit den Inzisiv-Alveolen. Die Symphyse ist bemerkenswert kurz, nicht nur deutlich kürzer als bei *Chalicotherium*-Mandibeln, sondern auch etwas kürzer als bei den bisher bekannten Mandibeln von Schizotheriinen, einschließlich *Moropus*. Vor dem Diastem befinden sich drei Alveolen; die vorderste ist sehr klein und nahe der Symphyse, die zweite ist verhältnismäßig groß und tief, die dritte ist sehr klein. BUTLER (1965, p. 224) dachte, daß die große zweite Alveole zu einem Canin gehörte. Sehr wahrscheinlich ist diese Deutung unzutreffend, weil sich knapp dahinter eine kleine Alveole befindet und weder ein adultes noch ein juveniles Individuum von *Moropus* oder *Phyllotillon* mit einem unteren Caninus bekannt ist. Vielleicht war bei diesem Stück der zweite Inzisiv außergewöhnlich groß oder es war ein permanenter I_2 vorhanden, während I_1 und I_3 durch Milchzähne vertreten waren. Eine Untersuchung unterer Milch- und Dauerzähne aus dem Aquitanien der Gegend von Ulm (Württemberg, Deutschland), bestimmt als *Chalicotherium wetzleri*, zeigt, daß diese tatsächlich von dem Stück aus St. Gérand verschieden sind (vgl. BUTLER, 1965, pp. 170 bis 171).

Die Ähnlichkeit des Mt. IV aus St. Gérand (Taf. 2 und 3) mit entsprechenden Knochen von *Moropus* ist deutlich in Form und Stellung der Facetten, Entwicklung der Muskelansätze, dem Ausmaß der Asymmetrie etc. (Maße des Mt. IV aus St. Gérand: größte Länge 88,9 mm, größte proximale Breite 29,4 mm, kleinste Schaftbreite 19,8 mm, größte distale Breite 28,0 mm). Von den Fazetten artikulierte die proximale, fast quadratische mit dem Cuboid; benachbart zur Cuboid-Facette befinden sich zwei getrennte oder fast getrennte Facetten (dorsal und volar) auf der tibialen (medialen) Seite. Der distale Teil dieser Facetten artikulierte mit Mt. III, während der proximale, teilweise nach proximal gewandte Teil mit dem Ectocuneiforme gelenkte (Taf. II und III). Diese Facetten des St.-Gérand-Stückes nähern sich damit mehr den Verhältnissen bei *Moropus elatus* als jenen des späteren (vindobonischen) Schizotheriinen Mt. IV aus Portugal, der von ANTUNES (1966) als *Phyllotillon* beschrieben wurde. Doch zeigen die Abbildungen, daß dieses letztgenannte Mt. IV ebenfalls mit dem Ectocuneiforme artikulierte.

Die Untersuchung der Metatarsalia von *Moropus* hat ergeben, daß eine schrittweise Abnahme der Länge zugleich mit einer zunehmenden relativen Dicke in der phylogenetischen Entwicklung aller Stammeslinien fortschreitet. Wenn man daher das Verhältnis

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

von Länge zu kleinster Schaftdicke und Länge zu größter distaler Breite vergleicht (Tabelle 1), so bedeutet jeweils der höhere Index ein primitiveres Verhalten (i. e. eine größere Länge im Verhältnis zur Dicke).

Tabelle 1. Vergleich der Proportionen des Mt. IV bei ausgewählten Schizotheriinen-Arten.

Spezies	Länge: Schaftdicke	Länge: distaler Breite
Schizotherium priscum (1 Individuum)	5,8	4,5
Moropus sp. (St. Gérand, Mt. IV)	4,5	3,2
Moropus elatus (bekannte Schwankungsbreite)	4,8—5,5	3,2—3,8
Portugal, Mt. IV (ANTUNES, 1966)	3,2	3,0
Ancylotherium pentelicum (2 Individuen)	3,2 und 3,2	2,5 und 2,8

Die absteigende Reihe der Proportionen und daher die ungefähr aufsteigende Reihe zunehmender Spezialisation ist die folgende: *S. priscum* > *M. elatus* > *Moropus* sp. > Portugal Mt. IV > *A. pentelicum*. Das St.-Gérand-Exemplar steht den Metatarsalia von *M. elatus* näher als dem Mt. IV aus Portugal oder *A. pentelicum*.

Die Verwandtschafts-Beziehungen postaquitanischer altweltlicher Schizotheriinen

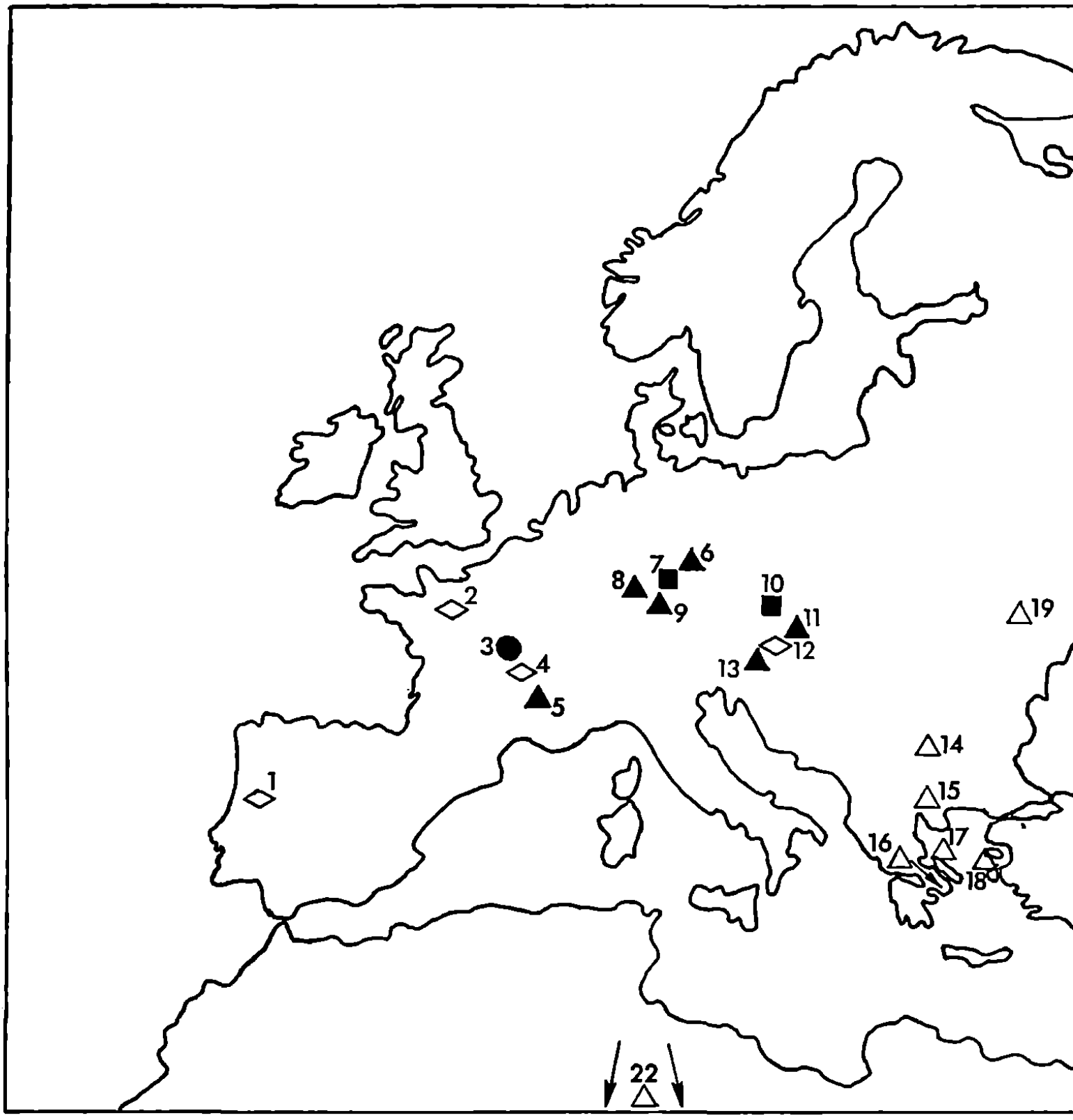
Eine Verbreitungskarte der Schizotheriinen exkl. Schizotherium, in der Alten Welt gibt Fig. 1. Soweit möglich, sind auch die taxonomischen Angaben von in neuester Zeit publizierten Materialien berücksichtigt. Die dargestellten Vorkommen können nach mehreren geologischen Zeitabschnitten gruppiert werden. Abgesehen von *Ancylotherium pentelicum* ist die Mehrzahl der europäischen Vertreter von sarmatischem Alter. Sie umfassen unter den früher publizierten Funden das Material aus Steinheim am Albuch (Deutschland), Häder und andere Lokalitäten bei Augsburg (Deutschland), La Grive St.-Alban (Isère, Frankreich) und Kaisersteinbruch (Burgenland, Österreich). Die Schizotheriinen

von Steinheim, Häder und La Grive wurden von VON KOENIGSWALD (1932) in dem neuen Genus *Metaschizotherium* zusammengefaßt, zu welchem RINNERT auch Stücke von Viehhausen stellte (1956, p. 39). VIRET (1949) hingegen war der Meinung, daß alle Schizotheriinen von La Grive zu *Phyllotillon* zu stellen seien. Seinem Vorschlag sind seither Bearbeiter in Frankreich, England und Portugal gefolgt (z. B. VIRET, 1961; BUTLER, 1965; ANTUNES, 1966). Anderseits aber ist THENIUS (1953) zu dem Ergebnis gelangt, daß auf Grund der Verhältnisse des Gebisses *Metaschizotherium* dem Genus *Ancylotherium* GAUDRY 1862 äußerst nahesteht und damit vereinigt werden sollte. ZAPFE (1967), in seiner Beschreibung einer Phalanx aus Kaisersteinbruch, betrachtet *Metaschizotherium* als Subgenus von *Ancylotherium*, eine Auffassung, die übereinstimmt mit meiner eingehenden Untersuchung fast aller sarmatischer Belege, ebenso wie der Materialien von *Ancylotherium* (*Ancylotherium*), *Moropus* und *Phyllotillon naricus*.

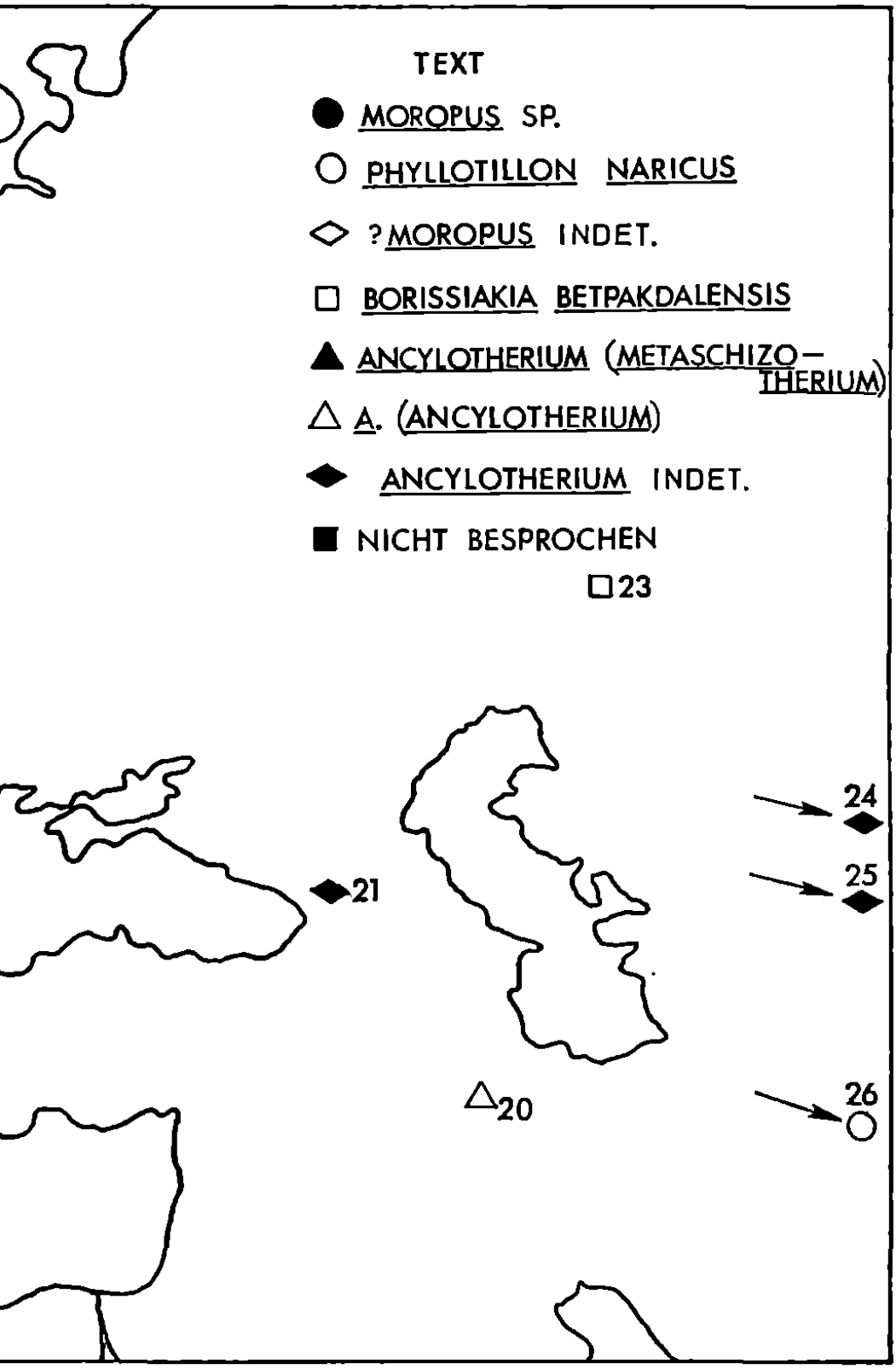
VON KOENIGSWALD (1932) benennt zwei Arten von *Ancylotherium* (*Metaschizotherium*) vorwiegend auf Grund von Größenunterschieden. Von diesen ist *A.* (*M.*) *bavaricum* so gut wie sicher ein Synonym des größeren *A.* (*M.*) *fraasi*, und zwar mit folgender Begründung: 1. Es bestehen keine anderen differenzierenden Merkmale als der Größenunterschied. 2. Das Vorkommen beider Größen-Gruppen von *A.* (*Metaschizotherium*) ist von einer und derselben Lokalität bekannt (vgl. die Diskussion des La-Grive-Materials bei VIRET, 1961). 3. Das Auftreten von zwei Größengruppen in systematisch offenbar einheitlichen Populationen ist sowohl bei Schizotheriinen als auch bei Chalicotheriinen bekannt (z. B. vgl. SCHAEFER und ZAPFE, 1971; BUTLER, 1965, p. 174; BORISSIAK, 1946, pp. 10 und 96; COOMBS, Ms.).

Trotz einer ganzen Anzahl von Fundorten ist *Ancylotherium* (*Metaschizotherium*) *fraasi* nur durch ein relativ spärliches Material belegt. Ähnlichkeiten mit *A.* (*A.*) *pentelicum*, die jedoch nicht gemeinsam sind mit *Moropus* oder *Phyllotillon*, sind folgende: Das Vorhandensein eines deutlichen, oft stark entwickelten Crochet (bezügl. Definition vgl. BUTLER, 1965, p. 178) an oberen Molaren. Der Ectoloph der oberen Molaren ist zwischen den Styli flacher und nicht so tief W-förmig wie bei *Moropus* (wegen einer geringen Zunahme der Kronenhöhe). Der P^4 zeigt oft einen beginnenden Hypoconus. Das Lunatum besitzt einen sehr reduzierten volaren Fortsatz und das Cuboid zeigt eine transversal verbreiterte distale Fazette für das Mt. IV In allen diesen Merkmalen weist *A.* (*M.*) *fraasi* abgeleitete und fortgeschrittene Verhältnisse auf im Vergleich mit *Moropus* und *Phyllotillon*. Es ist sehr ungünstig, daß

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



von *A.* (*M.*) *fraasi* so wenig postcraniales Material bekannt ist (bisher nur Lunatum, Cuboid, ? Mt. II, ? Mt. IV, Astragali, Calcaneus, Phalangen); das besonders deshalb, weil das Extremitäten-Skelett von *A.* (*Ancylotherium*) sich beträchtlich von *Moropus* und anderen Schizotheriinen unterscheidet (vgl. SCHAUB, 1943).

Die bekannten Stücke von *Ancylotherium* (*Metaschizotherium*) *fraasi* unterscheiden sich von *A.* (*Ancylotherium*), insbesondere von *A.* (*A.*) *pentelicum*, in mehreren primitiven Merkmalen: Etwas geringere durchschnittliche Größe, ein niedrigeres linguales und posteriores Cingulum der oberen Molaren und das Fehlen jeder Krümmung der Magnum-Fazette auf dem Lunatum gegen die dorsale Fläche dieses Knochens. Diese Merkmale sind gemeinsam mit *Moropus*. *Ancylotherium*, *Moropus* und *Phyllotillon* sind bekannt wegen ihrer verschmolzenen und vergrößerten Grund- und Mittelphalanx des II. Fingers, welche einen einheitlichen Knochen (duplex bone) bilden. Es ist jetzt durch das Studium praktisch vollständiger Hand- und Fuß-Skelette von *Moropus* geklärt (COOMBS, Ms.), daß bei späteren nordamerikanischen Arten (Hemingfordian und Barstovian) auch ein duplex bone der II. Zehe des Fußes bei allen oder fast allen Individuen auftritt. Dieses duplex bone des Fußes ist kleiner und mehr asymmetrisch gebaut als jenes des II. Digitus der Hand. Auf Grund ihrer besonderen Ähnlichkeit mit duplex bones des Fußes von *Moropus* gehören die von VON KOENIGSWALD (1932, Taf. 2, Fig. 21—22) abgebildeten verschmolzenen Phalangen ohne Zweifel zum II. Strahl des Fußes. Die große, mehr asymmetrische Doppelphalanx, abgebildet und beschrieben von ZAPFE (1967), repräsentiert sicherlich den II. Finger der Hand und gehört wahrscheinlich zu *A.* (*M.*)

Fig. 1. Verbreitung der schizotheriinen Chalicotheriiden (exkl. Schizotherium) in Eurasien und Afrika (Zeichenerklärung auf der Figur).

1. Charneca do Lumiar, Portugal
2. Anjou, nördlich der Loire, Frankreich
3. St.-Gérand, Frankreich
4. Vieux Collonges, Frankreich
5. La Grive St.-Alban, Frankreich
6. Viehhausen, BRD
7. Sandelzhausen, BRD
8. Steinheim a. Albuch, BRD
9. Häder, Stätzling, Friedburg, BRD
10. Krems, Österreich
11. Kaisersteinbruch, Österreich
12. Voitsberg, Österreich
13. Holzmannsdorfberg, Österreich
14. Kalimanci, Bulgarien
15. Veles, Jugoslawien
16. Pikermi, Griechenland
17. Halmyropotamos, Griechenland
18. Samos, Griechenland
19. Novo-Ukrainka, Ukrainische SSR
20. Maragha, Persien
21. Eldar, Chokrak, Georgische SSR
22. Tanzania, Uganda und Südafrika
23. Betpak-dala, Kazakhstan SSR
24. Shansi, China
25. Tung Gur, Mongolei
26. Bugti, Pakistan

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

fraasi. Von *Chalicotherium* ist eine Koossifikation von Phalangen nicht bekannt.

Noch ist es unklar, wie lange *Ancylotherium* (*Metaschizotherium*) *fraasi* persistierte und wann *A.* (*Ancylotherium*) entstand. Daß das eine oder das andere Subgenus oder beide in Faunen von Vallesien-Alter vorkamen, ist durch die schizotheriine Endphalanx erwiesen, die Mottl (1966, pp. 53—55, Fig. 4) von Holzmannsdorfberg (Steiermark, Österreich) beschrieben hat. Dieser Rest ist aber nicht ausreichend für eine genaue taxonomische Bestimmung. Die kleinen Milchmolaren von Kalimanci, Bulgarien, von Nikolov (1972) als *Metaschizotherium* abgebildet, könnten obere Milchmolaren von *Ancylotherium* sein. *A.* (*A.*) *pentelicum* wurde bereits von Kalimanci beschrieben (Bakalov und Nikolov, 1962). Nikolovs Arbeit enthält weder eine Erwähnung noch einen Vergleich mit diesem Vorkommen. Infolge ihrer Unvollständigkeit können die folgenden osteuropäischen und asiatischen Belege taxonomisch nicht genau eingeordnet werden. Alle aber beziehen sich auf die Frage der geographischen und bzw. oder zeitlichen Verbreitung von *Ancylotherium:* 1. Der unvollständige obere Molar von Eldar, Kaukasus, beschrieben von Belyaeva (1954, p. 69) als *Metaschizotherium* sp. 2. Das duplex bone des Digitus II der Hand von Chokrak, Nord-Kaukasus, beschrieben von Belyaeva (1954, pp. 71—72, Taf. 2, Fig. 1). Der Astragalus abgebildet und beschrieben von Bohlin (1936) von der Lokalität 77, Provinz Schansi, China, und 4. ein Mt. II und Phalangen, abgebildet als *Macrotherium brevirostris* und *Macrotherium* sp. von Colbert (1934, Fig. 13a, 13d, 13f; das Mt. II ist unrichtig als Mt. IV bezeichnet) aus der Tung-Gur-Formation der Mongolei. Die Verbreitung von *Ancylotherium* im Turolien und später ist besser dokumentiert [das afrikanische pleistozäne *A.* (*A.*) *hennigi*, bei Butler, 1965, wieder beschrieben, erweitert diese zeitliche Verbreitung beträchtlich].

Eine andere wichtige Frage betrifft die Beziehung von *Ancylotherium* (*Metaschizotherium*) zu *Moropus* und die taxonomische Lokalisierung der eurasiatischen Vorkommen von Schizotheriinen, die zwischen *Moropus* sp. (Aquitanien) und *A.* (*M.*) *fraasi* liegen. Die Diskussion über *Phyllotillon naricus* der Bugti Bone Beds (burdigalische Fauna) von Pakistan ist sehr erschwert durch die fehlende Kenntnis postkranialer Reste, abgesehen von drei Doppelphalangen des Digitus II der Hand (vgl. die abgebildeten Stücke bei Pilgrim, 1912, und Forster-Cooper, 1920). Bei den oberen Molaren fehlen manche Merkmale, die bei dem späteren *A.* (*M.*) *fraasi* vorhanden sind: Es ist kein Crochet entwickelt (in seltenen

Fällen ist ein schwach entwickeltes Crochet vorhanden), ferner sind die Zähne niedrigkroniger und an wenig abgekauten Stücken liegt der labiale Ansatz des Metalophs näher zum Mesostyl (ein allgemeines primitives Merkmal bei Chalicotheriiden). Diese Eigentümlichkeiten bedeuten durchwegs Ähnlichkeiten mit einigen oder allen Vertretern des nordamerikanischen *Moropus*. Die Doppelphalangen, obwohl ähnlich mit frühen Exemplaren von *Moropus*, sind im Rahmen dieser Erörterung nur von geringer Bedeutung. Auf Grund dieser Charaktere könnte *Phyllotillon naricus* gut als Subgenus von *Moropus* interpretiert werden. Weitere postcraniale Reste würden diese Verwandtschaft sicherlich klarstellen. PILGRIMS diagnostisches Kriterium, die relative Entwicklung von Querjochen bei oberen Prämolaren ist tatsächlich innerhalb beider Gattungen, *Phyllotillon* und *Moropus*, variabel (PILGRIM, 1910, p. 67). Es sollte aber immerhin in Betracht gezogen werden, daß *P. naricus* mit einigen späteren europäischen Schizotheriinen verschiedene Merkmale der oberen Molaren gemeinsam hat, die bei dem nordamerikanischen *Moropus* unbekannt sind: Das gelegentliche Vorkommen einer schwachen labialen Rippe auf dem hinteren Teil des Ectolophs und das bei *Phyllotillon* seltene Auftreten eines kleinen Crochets. BORISSIAK (1946) stellte Funde von Betpak-dala, Kazakhstan, zu *Phyllotillon*. BUTLER (1965, pp. 223—225) konnte aber eindeutig nachweisen, daß diese Stücke tatsächlich ein eigenes Schizotheriinen-Genus, *Borissiakia*, repräsentieren, seither *B. petpakdalensis* (FLEROV, 1938).

Aus mehreren europäischen Faunen werden einige weitere Vorkommen von Schizotheriinen aus dem Burdigalien oder frühen Vindobonien (Helvétien) erwähnt: 1. Das Mt. IV von Charneca do Lumiar, Portugal (ANTUNES, 1966). 2. Die Oberkiefer-Zähne und Phalangen von Anjou, nördlich der Loire, Frankreich (GINSBURG, 1970). 3. Unterkiefer-Zähne und eine Endphalanx von Vieux Collonges, Frankreich (MEIN, 1958). 4. Oberkiefer-Zähne und Abdrücke unterer Zahnreihen von Voitsberg, Steiermark, Österreich (BACH, 1912, Taf. 28, Fig. 2 und 4; MOTTL, 1966, 1970). Es sind nur Individuen von geringer und mäßiger Größe vertreten. Während die Unterkiefer-Zähne keine taxonomische Aussage hinsichtlich der Gattung gestatten, sind die oberen Molaren von Voitsberg und Anjou infolge des Fehlens eines Crochet jenen von *Phyllotillon naricus* ähnlicher als jenen von *Ancylotherium* (*Metaschizotherium*) *fraasi*. Einer der Voitsberger Molaren hat mit Individuen von *P. naricus* die hintere labiale Rippe am Ectoloph gemeinsam, unterscheidet sich aber in anderer Hinsicht u. a. durch geringere Größe. Das Mt. IV aus Portugal unterscheidet sich nicht

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

von manchen frühen nordamerikanischen *Moropus* des Hemingfordian (COOMBS, Ms.). Wie bei den meisten *Moropus*-Arten hatte es anscheinlich eine kleine Artikulation mit dem Ectocuneiforme, während bei *Ancylotherium*, zumindest bei *A.* (*A.*) *pentelicum*, das Mt. IV proximal nur mit Mt. III und dem Cuboid artikulierte. Da die oben erwähnten frühvindobonischen Funde nicht jene Spezialisationen zeigen, die *A.* (*M.*) *fraasi* aufweist, sollten sie

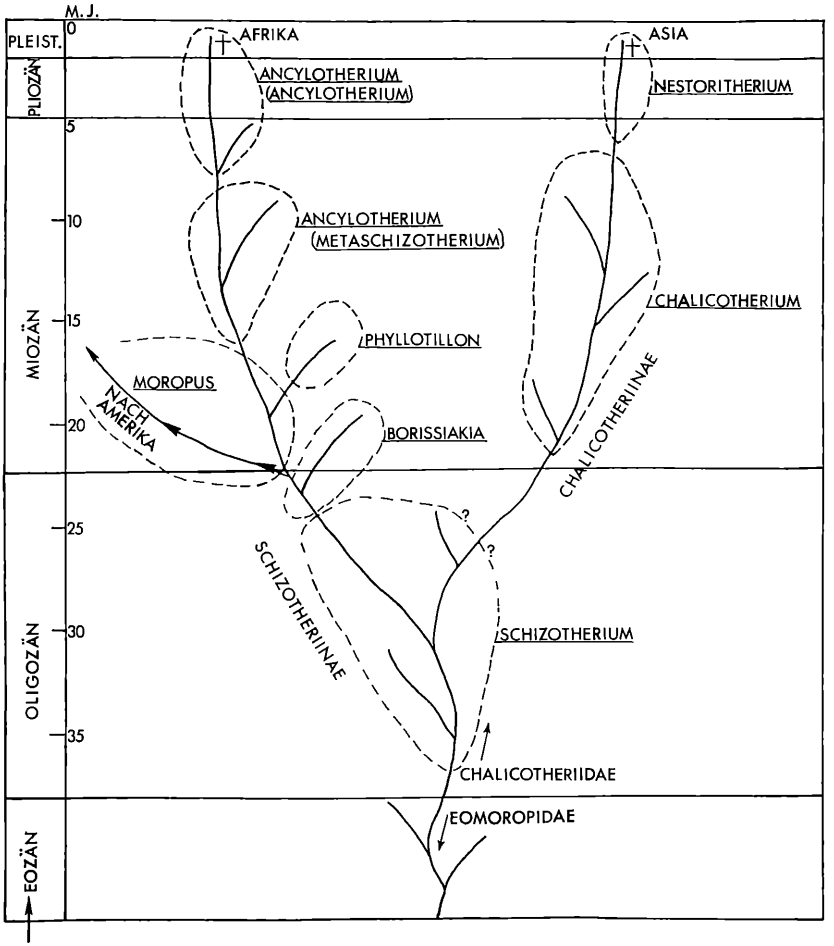


Fig. 2. Ein hypothetischer Stammbaum der altweltlichen Chalicotheriiden Genera.

entweder zu *Moropus* oder *Phyllotillon* gestellt werden [oder zu *Moropus* (*Phyllotillon*), sofern sich eine derartige subgenerische Anordnung einmal als richtig erweisen sollte]. Eine artliche Benennung ist nicht möglich, und es ist ungewiß, ob alle diese Stücke einer einzigen Art angehören. Sehr wahrscheinlich stehen die bisher bekannten vindobonischen Schizotheriinen Eurasiens der Wurzel von *A.* (*Metaschizotherium*) sehr nahe. Ein schematisches Diagramm der wahrscheinlichen generischen Verwandtschaft innerhalb der Schizotheriinen ist auf Fig. 2 dargestellt.

Zusammenfassung

Belegstücke von *Moropus* aus aquitanischen Ablagerungen von St. Gérand-le-Puy (Allier, Frankreich) berechtigen zu der Auffassung, daß diese Gattung im frühen Miozän eine holarktische Verbreitung hatte. *Phyllotillon naricus*, eine Art des Burdigalien aus den Bugti Hills von Pakistan, ist Vertretern des nordamerikanischen *Moropus* ähnlich, und es fehlen noch fast alle Spezialisationen von *Ancylotherium*. *Phyllotillon* könnte ein Subgenus von *Moropus* sein, und Schizotheriinen des frühen Vindobonien Europas können zu *Phyllotillon* und bzw. oder *Moropus* gestellt werden. Das sarmatische Material, von VON KOENIGSWALD (1932) als *Metaschizotherium* beschrieben, zeigt einige fortgeschrittene Merkmale des späteren *Ancylotherium pentelicum* und wird am besten als Subgenus von *Ancylotherium* angesehen. *A.* (*M.*) *bavaricum* muß als Synonym von *A.* (*M.*) *fraasi* betrachtet werden. Die genauen verwandtschaftlichen Beziehungen des sarmatischen *A.* (*Metaschizotherium*) zu dem späteren *A.* (*Ancylotherium*) des Turolien und jünger sind unklar. Seltene Vorkommen von *Ancylotherium* indet. im Vallesien sind jedoch bekannt. Nach dem frühen Miozän (Aquitanien oder Burdigalien) findet ein Austausch von Schizotheriinen zwischen der Alten und Neuen Welt offenbar nicht mehr statt. *Moropus* ist ein verhältnismäßig unspezialisierter Verwandter des Savannen bewohnenden *Ancylotherium* der Alten Welt.

Danksagungen

Ich wünsche folgenden Personen an europäischen Museen hier meinen Dank auszusprechen für ihre Gastfreundschaft und großzügig gestattete Benützung der Sammlungen: Drs. W. R. HAMILTON, R. HEIL, E. RUTTE, G. BLOOS, K. ADAM, R. DEHM, V FAHLBUSCH, W. GRÄF, H. ZAPFE, P. MEIN, L. GINSBURG und

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

D. E. RUSSELL. Besonders dankbar bin ich Dr. P. M. BUTLER und Dr. H. ZAPFE für nützliche Aussprachen über die Chalicotheriiden der Alten Welt. Dr. J. P. LEHMAN gestattete in liebenswürdiger Weise die Beschreibung des Materials von St. Gérand. Dr. W. P. COOMBS unterstützte diese Arbeit durch Anfertigung der Photographien. Ein Teil dieser Untersuchungen wurde durch die National Science Foundation Grant Number GB — 33496 unterstützt.

Abkürzungen

Folgende Abkürzungen wurden im Text und in den Erläuterungen der Figuren benützt: AMNH = American Museum of Natural History; F:AM = FRICK American Mammals of the American Museum of Natural History; Mt. = Metatarsale; Ms. = Manuskript.

Literatur

ANTUNES, MIGUEL TELLES (1966): Notes sur la géologie et la paléontologie du Miocène de Lisbonne. V. Un schizotheriiné du genre *Phyllotillon* (Chalicotherioidea, Perissodactyla) dans l'Helvétien V-b de Charneca do Lumiar. Remarques écologiques sur la faune de mammifères. Bol. Soc. Géol. Portugal, vol. 16, nos. 1—2, pp. 159—178.

BACH, F. (1912): Chalicotherienreste aus dem Tertiär Steiermarks. Jahrb. K.-K. Geol. Reichsanst., vol. 62, no. 4, pp. 681—690.

BAKALOV, P. and I. NIKOLOV (1962): (Fossils of Bulgaria. X. Tertiary vertebrates). Bulgarska Akad. Nauk., Sofia, pp. 1—162.

BELYAEVA, E. I. (1954): (Chalicotheres of the Soviet Union and Mongolia). Akad. Nauk SSSR, Trudy Paleont. Inst., Moscow, vol. 55, no. 3, pp. 44—84.

BERGGREN, W. A. (1972): A Cenozoic time-scale—some implications for regional geology and paleobiogeography. Lethaia, vol. 5, no. 2, pp. 195 to 215.

BOHLIN, B. (1936): Notes on some remains of fossil mammals from China and Mongolia. Bull. Geol. Soc. China, vol. 15, no. 3, pp. 321—330.

BORISSIAK, A. A. (1946): (A new chalicothere from the Tertiary of Kazakhstan). Akad. Nauk SSSR, Trudy Paleont. Inst., Moscow, vol. 13, no. 3, pp. 1—134.

BUTLER, P. M. (1965): Fossil mammals of Africa No. 18: East African Miocene and Pleistocene chalicotheres. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., London, vol. 10, no. 7, pp. 165—237.

COLBERT, E. H. (1934): Chalicotheres from Mongolia and China in the American Museum. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, vol. 67, art. 8, pp. 353—387.

COOMBS, M. C. (Ms.): The Schizotheriinae (Mammalia, Perissodactyla, Chalicotheriidae), with emphasis on the genus *Moropus*. Unpublished Columbia Univ. Ph. D. thesis, available from University Microfilms, Ann Arbor, Michigan.

FILHOL, H. (1879): Étude des mammifères fossiles de Saint-Gérand Le Puy (Allier). Part 1. Biblioth. École Haute Études, Sect. Nat. Sci., Paris, vol. 19, art. 1, pp. 1—252.

FLEROV, K. K. (1938): Remains of Ungulata from Bet-pak-dala. Compt. Rendus (Dok.) Acad. Sci. URSS, vol. 21, nos. 1—2, pp. 94—96.

FORSTER-COOPER, C. (1920): Chalicotheroidea from Baluchistan. Proc. Zool. Soc. London, vol. 1920, pp. 357—366.

GAUDRY, A. (1862): Animaux fossiles et géologie de l'Attique. Libraire Soc. Géol. France, Paris, pp. 1—475.

GINSBURG, L. (1970): Les mammifères des faluns helvétiens du Nord de la Loire. Compt. Rendus Sommaire Séances Soc. Géol. France, Paris, no. 6, pp. 189—190.

HUNT, R. M. Jr. (1972): Miocene amphicyonids (Mammalia, Carnivora) from the Agate Springs Quarries, Sioux County, Nebraska. Amer. Mus. Novitates, New York, no. 2506, pp. 1—39.

KOENIGSWALD, G. H. R. VON (1932): *Metaschizotherium fraasi* n. g. n. sp., ein neuer Chalicotheriide aus dem Obermiocän von Steinheim a. Albuch. Palaeontographica, Beitr. Naturgesch. Vorzeit, Stuttgart, Suppl.-vol. 8, no. 8, pp. 1—24.

MATTHEW, W. D. (1929): Critical observations upon Siwalik mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, vol. 56, art. 7, pp. 437—560.

MEIN, P. (1958): Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, no. 5, pp. 1—118.

MOTTL, M. (1966): Neue Säugetierfunde aus dem Jungtertiär der Steiermark, VIII. Eine neue unterpliozäne Säugetierfauna aus der Steiermark, SO-Österreich. Mitt. Mus. Bergbau, Geol., Tech. Landesmus. „Joanneum" Graz, 1966, no. 28, pp. 33—62.

— (1970): Die jungtertiären Säugetierfaunen der Steiermark, Südost-Österreich. Mitt. Mus. Bergbau, Geol., Tech. Landesmus. „Joanneum" Graz, no. 31, pp. 1—92.

NIKOLOV, I. (1972): (On the stratigraphic level of *Metaschizotherium fraasi* KOENIGSWALD). Bulgarska Akad. Nauk., Geol. Inst., Ser. Paleont., Sofia, vol. 21, pp. 129—131.

PILGRIM, G. E. (1910): Notices of new mammalian genera and species from the Tertiaries of India. Rec. Geol. Surv. India, vol. 40, pp. 63—71.

— (1912): The vertebrate fauna of the Gaj series in the Bugti Hills and the

Punjab. Palaeont. Indica, Mem. Geol. Surv. India, new ser., vol. 4, no. 2, pp. 1—83.

RINNERT, P. (1956): Die Huftiere aus dem Braunkohlenmiozän bei Oberpfalz. Palaeontographica, Stuttgart, vol. 107 A, pp. 1—65.

SCHAEFER, H. and H. ZAPFE (1971): *Chalicotherium grande* BLAINVILLE und *Chalicotherium goldfussi* KAUP. Odontologische und osteologische Unterschiede. Verhandl. Naturf. Ges. Basel, vol. 81, no. 2, pp. 157—199.

SCHAUB, S. (1943): Die Vorderextremität von *Ancylotherium pentelicum* GAUDRY und LARTET. Schweizerischen Palaeont. Abhandl., vol. 64, pp. 1—36.

THENIUS, E. (1953): Studien über fossile Vertebraten Griechenlands. III. Das Maxillargebiß von *Ancylotherium pentelicum* GAUDRY und LARTET. Ann. Géol. Pays Helleniques, vol. 5, pp. 97—106.

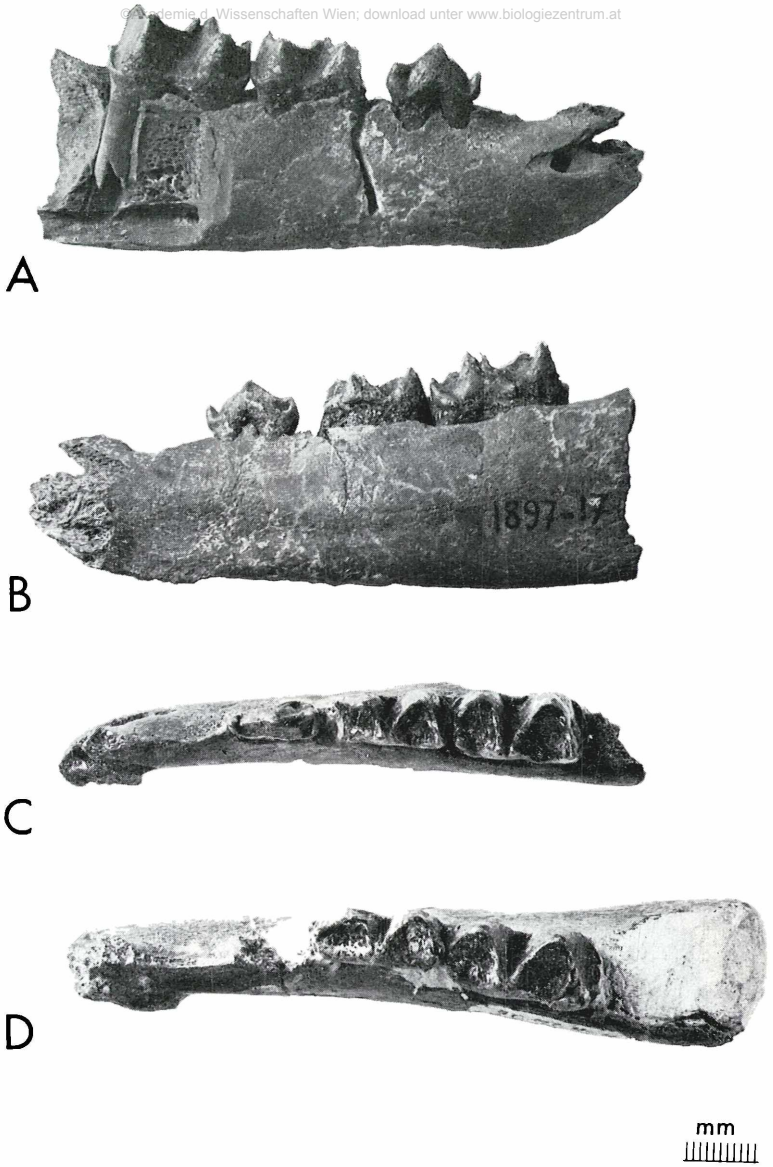
VIRET, J. (1929): Les faunes de mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise. Ann. Univ. Lyon, new ser., vol. 47, pp. 1—328.

— (1949): Quelques considerations préliminaires à propos de la révision de la faune des mammifères Miocènes de la Grive St.-Alban. Bull. Mens. Soc. Linnéenne Lyon, vol. 18, no. 1, pp. 53—57.

— (1961): Catalogue critique de la faune des mammifères Miocènes de La Grive Saint-Alban (Isère). Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, no. 6, pp. 53—81.

ZAPFE, H. (1967): *Ancylotherium* in Obermiozän des Wiener Beckens. Ann. Naturhist. Mus. Wien, vol. 71, pp. 401—411.

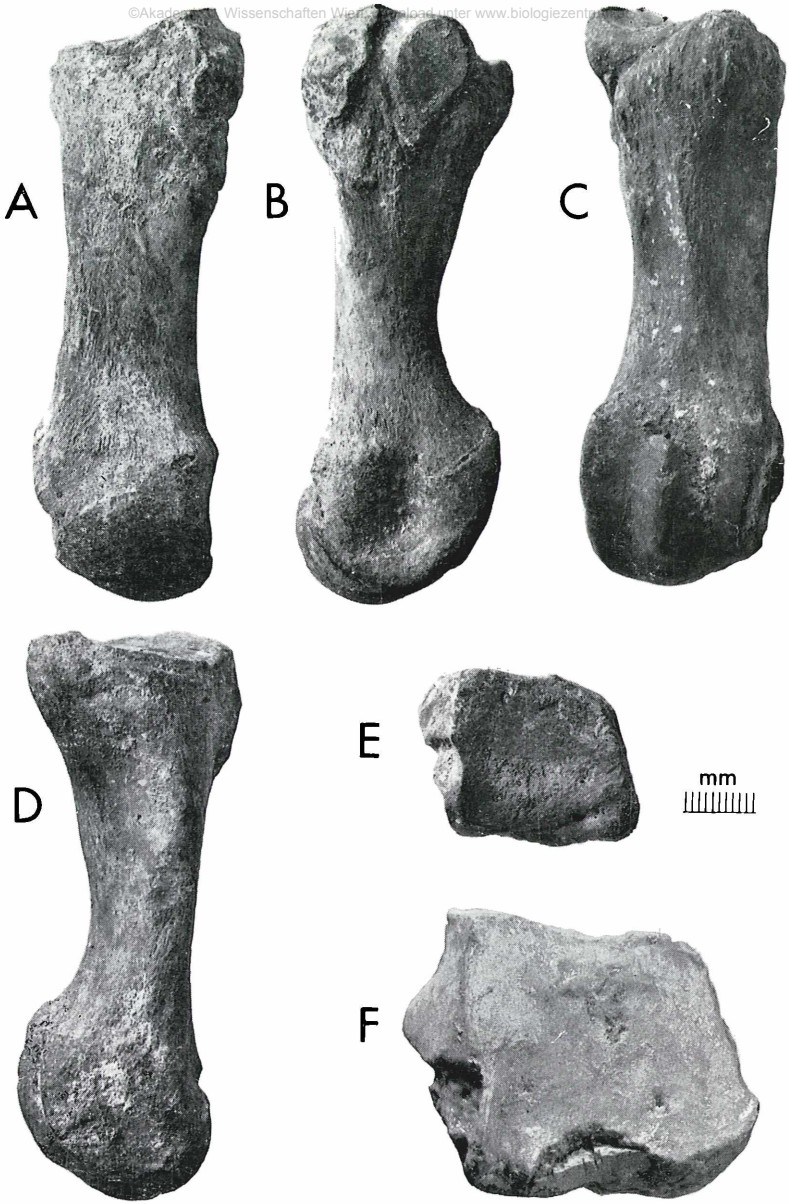
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



Tafel I. *Moropus* sp.
Rechte Mandibula (Museum Paris) aus St.-Gérand-le-Puy (Allier, Frankreich). (A) labiale, (B) linguale, (C) occlusale Ansicht der Milchzahnreihe verglichen mit (D) einer juvenilen Mandibel eines kleinen *Moropus* aus Nevada, USA (F: AM 54894). $^{1}/_{1}$ nat. Gr.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



Tafel II. *Moropus* sp.
Mt. IV dext. (Museum Paris) aus St.-Gérand-le-Puy. (A) dorsale, (B) tibiale, (C) volare, (D) fibulare, (E) proximale Ansicht. (F) proximale Ansicht des Mt. IV dext. von *Moropus elatus*; vgl. Taf. III. $^1/_1$ nat. Gr.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tafel III. *Moropus elatus*.
Mt. IV dext. (AMNH 14378) von Agate Spring Quarries, Harrison Formation, Nebraska, USA. (A) dorsale, (B) tibiale Ansicht. $^1/_1$ nat. Gr.